

УДК 576.895.421

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИНВЕРСИИ  
В ОНТОГЕНЕЗЕ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARI: IXODIDAE)  
С ПОЗИЦИЙ КОНЦЕПЦИИ ГИПЕРМОРФОЗА  
И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ**

© Н. А. Филиппова

Морфологические инверсии в онтогенезе иксодовых клещей выражаются в нарушении видоспецифических тенденций некоторых наружных структур при развитии по женской линии. Впервые описаны конкретные инверсии, охватывающие широкий диапазон органов или их тонких структур 14 видов, принадлежащих к 4 из 7 палеарктических родов. Акцент сделан на изучение инверсий тех структур, которые служат дифференциальными признаками близких видов. Показано, что из-за большого сходства близких видов, особенно на неполовозрелых фазах, нельзя избежать использования в систематике структур, подверженных инверсиям. На материале по изменчивости всех активных фаз в видовых ареалах установлено, что степень выраженности инверсий у подвидов или географических морфотипов одного и того же вида может несколько колебаться, но при этом характер инверсии остается видоспецифическим признаком. Причина возникновения инверсий — эволюция иксодид путем таких особенностей морфоэкологической специализации, как гипертрофика, гигантизм, рост покровов во время акта питания при пастбищном типе паразитизма, приведших к нарушению координации развития органов в онтогенезе. Биологический смысл инверсий — в обеспечении адаптивного потенциала вида в процессе микроэволюции. Хотя инверсии затрудняют определение близких видов, фундаментальное их значение в том, что они формируют интегральный для всего активного отрезка онтогенеза видоспецифический признак.

Клещи сем. Ixodidae Murrey, 1877 проходят в процессе онтогенеза 3 активные фазы — личиночную, нимфальную и половозрелую. В пределах вида морфологический облик фаз по линии развития личинка—нимфа—самка обычно имеет сходные тенденции. Облик самца значительно отличается, что связано с различием у полов функций ряда соответствующих органов. Хотя и редко, у самцов все же наблюдаются инверсии структур, имеющих сходные функции у обоих полов. Но встречается и такой тип морфологических преобразований по материнской линии, при котором у старшей фазы (старших фаз) онтогенеза происходят заметные отклонения в строении органов или их отдельных структур, в том числе служащих дифференциальными признаками близких видов. Для исследований по систематике наиболее сложный вариант отклонений от видовых морфологических тенденций тот, при котором они проявляются одновременно у разных фаз на нескольких структурах, служащих дифференциальными межвидовыми признаками близ-

ких видов. К тому же иногда возникает ситуация, при которой некоторые структуры той или иной фазы приобретают облик, более соответствующий не своему, а близкому виду. Впервые такие отклонения в морфологическом облике фаз были описаны нами в связи с изучением переносчиков возбудителей клещевого энцефалита (КЭ) и иксодовых клещевых боррелиозов (ИКБ) под названием «морфологические инверсии в онтогенезе иксодовых клещей» (Filipova, 1999). Наружные морфологические инверсии могут быть резкими или менее заметными, выявляемыми статистически. В последнем случае они легче выявляются при сопоставлении сравнительно-онтогенетических рядов, охватывающих все 3 активные фазы близких видов.

Настоящая статья ставит следующие задачи: продемонстрировать некоторые варианты морфологических инверсий в онтогенезе иксодовых клещей, особенно у близкородственных видов, дать объяснение причинам этого феномена и его биологического смысла, а также оценить значение инверсий в систематике видового уровня.

Все рассмотренные варианты инверсий документированы коллекционными материалами Зоологического института РАН (С.-Петербург).

#### История вопроса и некоторые варианты наружных морфологических инверсий

Морфологические инверсии на протяжении активного (постэмбрионального) отрезка онтогенеза иксодовых клещей были выявлены нами в процессе разработки вопросов дифференциальной диагностики близкородственных видов по всем трем активным фазам. Известно, что многие близкородственные виды иксодид (принадлежащие не только к одному подроду, но и к одной и той же таксономической группе внутри подрода) различаются по личинке и нимфе, а иногда и по взрослой фазе, минимальным количеством морфологических признаков. Такие виды зачастую имеют обширные ареалы и зоны симпатрии, высокую численность и большое эпидемиологическое и эпизоотологическое значение.

Впервые мы столкнулись с инверсиями при разработке вопросов дифференциальной диагностики по неполовозрелым фазам видов рода *Ixodes* Latr., 1795 из таксономической группы *ricinus—persulcatus* (подрод *Ixodes* Latr., 1795) в связи с необходимостью определения по любой фазе принадлежащих к этой группе основных переносчиков вирусов клещевого энцефалита. Повышенный интерес к точному определению видов этой группы по любой фазе онтогенеза возобновился на данном этапе в процессе изучения проблем иксодового клещевого боррелиоза, или болезни Лайма.

Значительное разнообразие инверсий определяется, с одной стороны, диапазоном задействованных в них структур (с учетом их формы или размеров), а с другой — охватом фаз и полов (на половозрелой фазе это чаще самка, реже — оба пола). Все рассматриваемые в данной статье инверсии выявлены не как самоцель, а при поиске дифференциальных признаков близких видов, особенно для неполовозрелых фаз. В качестве дифференциальных признаков близких видов нами использован широкий круг структур — от поддающихся сравнению на тотальных объектах с увеличением бинокулярной лупы до изученных не только на микроскопических препаратах при больших увеличениях светового микроскопа, но и на очень больших увеличениях растрового электронного микроскопа (Филиппова, 1977, 1997; Филиппова, Панова, 1982).

Один из наиболее сложных случаев, приведший нас позднее к формулировке понятия «морфологические инверсии в онтогенезе иксодовых клещей», проявился при разработке дифференциации двух видов из таксономической группы *ricinus—persulcatus* — *Ixodes (Ixodes) persulcatus* Sch., 1930 и *I. (I.) parlovskyi* Pom., 1946, из природного очага клещевого энцефалита в Юго-Западном Алтае, когда выяснилось, что второй вид (известный до того времени по единственной самке из Южного Приморья), наряду с *I. persulcatus*, широко распространен в Юго-Западном Алтае, но в литературу вошел под определением «*I. persulcatus*». Обширные сборы с растительности на флаг из зон сообитания этих видов содержали половозрелую фазу с небольшим численным перевесом в пользу первого вида. При этом половозрелая фаза первого вида паразитировала на млекопитающих, а второго — в основном на птицах из экологической группы, собирающей корм на земле и в нижнем ярусе (Филиппова, Ушакова, 1967). Личинка и нимфа второго вида еще не были описаны, и ситуация представлялась парадоксальной: казалось, что в биотопах сообитания половозрелой фазы двух видов на мелких млекопитающих и птицах, собирающих корм в нижнем ярусе, паразитируют в течение всего сезона активности личинки и нимфы только первого вида, проявляющие некоторый диапазон изменчивости ряда структур, использующихся при дифференциации видов подрода *Ixodes* по неполовозрелым фазам, например соотношения длин щетинок скутума и алло-скутума при сходной их форме (табл. 1, 2).

Вопрос был решен в результате культивирования *I. pavlovskyi* в лаборатории, изучения морфологии и выявления (с применением в том числе и статистических методов) дифференциальных признаков личинки и нимфы этого вида, выведенных от предварительно определенных родителей. Таксономический анализ упомянутых выше сборов неполовозрелых фаз из природы, а позже и из других зон сообитания, показал, что соответствующие неполовозрелые фазы обоих видов могут паразитировать одновременно не только на одних и тех же видах, но нередко и на одной и той же особи прокормителей (Филиппова, Ушакова, 1968; Филиппова, 1977, 2001).

Понятие «морфологические инверсии в онтогенезе» было введено значительно позже, чем обнаружены факты нарушения единых морфологических тенденций в постэмбриональном развитии отдельных видов подсем. Ixodinae Murray, 1877 (Filippova, 1999), так как потребовалось время, чтобы убедиться, что этот феномен свойствен и некоторым видам второго обширного подсемейства иксодид — Amblyomminae Banks, 1907. В цитированной публикации рассмотрены примеры мало обращающих на себя внимание, трудноуловимых в отдельности у каждого из двух видов — *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi*, инверсий формы, пропорций и абсолютных размеров таких структур, как скutum, аурикулы, медиальный зубец кокс I в процессе онтогенетических преобразований: личинка—нимфа—самка. Ниже приведены результаты изучения инверсий данных видов с учетом изменчивости всех фаз в видовых ареалах.

Инверсии в строении скутума и аурикул проявляются у обоих видов на соответствующих фазах. У личинки данные органы имеют сходные очертания; при несколько более крупных размерах скутума у *I. persulcatus* его пропорции (отношение максимальной длины к максимальной ширине) не имеют у видов достоверных различий по критерию Стьюдента ни в зонах симпатрии в Юго-Западном Алтае и в Южном Приморье, ни в объеме ареалов (рис. 1, 1, 4; 3, 1, 4; табл. 1, 5). У нимфы *I. persulcatus* аурикулы обычно становятся длиннее, чем у *I. pavlovskyi* (установить точки отсчета для точного

Таблица 1

Морфометрические параметры некоторых подверженных инверсиям структур личинки (мкм) 4 видов группы *ricinus—persulcatus*Table 1. Morphometric parameters of some subjected to inversions structures of larva (μcm) for four species of the *ricinus-persulcatus* complex

Признаки	Вид и точка в ареале											
	<i>I. persulcatus</i>						<i>I. pavlovskyi</i>			<i>I. kazakstani</i>		<i>I. kashmiricus</i>
	Карелия, сев. побережье Онежского оз.	Тянь-Шань, сев. склон хр. Терской-Алатау	Ю.-Зап. Алтай, долина р. Бухтарма	Зап. Саян, долина левобережья р. Енисей	Ю. Приморье, зап. отроги хр. Сихотэ-Алинь	Ю. Сахалин, окр. г. Южно-Сахалинск	Салаир и Кузнецкий Алатау	Ю.-Зап. Алтай, долина р. Бухтарма	Ю. Приморье, зап. отроги хр. Сихотэ-Алинь	Тянь-Шань, вост. побережье оз. Иссык-Куль	Тянь-Шань, долина р. Талас	Индия, Кашмир, окр. г. Сринагар
Длина скутума	30 351 ± 12	28 342 ± 9	26 345 ± 9	30 352 ± 9	30 358 ± 12	29 345 ± 7	19 332 ± 14	25 324 ± 20	25 345 ± 10	27 317 ± 6	25 345 ± 20	3 332 ± 6
Ширина скутума	30 392 ± 16	30 388 ± 11	27 383 ± 9	30 393 ± 9	30 391 ± 12	29 390 ± 9	19 324 ± 11	25 373 ± 17	25 375 ± 12	27 341 ± 3	25 375 ± 12	3 364 ± 2
Длина щетинок	<i>cp</i> <sub>1</sub> 26 32 ± 2	19 34 ± 2	16 32 ± 2	28 35 ± 2	27 34 ± 2	20 35 ± 2	15 34 ± 2	23 34 ± 2	20 28 ± 2	21 31 ± 2	24 30 ± 2	3 20 ± 5
	<i>κ</i> <sub>4</sub> 22 34 ± 2	19 35 ± 2	17 34 ± 2	25 36 ± 2	20 39 ± 3	19 36 ± 2	15 44 ± 3	23 45 ± 4	21 47 ± 1	20 45 ± 3	16 42 ± 2	3 53 ± 3
	<i>κ</i> <sub>5</sub> 29 36 ± 3	26 37 ± 2	23 36 ± 3	27 38 ± 2	27 41 ± 2	25 38 ± 2	15 47 ± 3	23 49 ± 3	21 49 ± 4	25 54 ± 2	15 40 ± 5	3 52 ± 5
	Длина ме- диально- го зубца коксы I	30 17 ± 2	30 15 ± 3	30 15 ± 2	30 15 ± 3	30 15 ± 3	15 26 ± 5	18 28 ± 3	25 34 ± 5	—	—	—
Отноше- ние дли- ны ску- тума к его ши- рине	30 0.89 ± 0.04	28 0.88 ± 0.02	26 0.90 ± 0.03	30 0.90 ± 0.03	30 0.91 ± 0.03	29 0.88 ± 0.02	19 0.90 ± 0.03	25 0.87 ± 0.08	25 0.92 ± 0.03	27 0.93 ± 0.03	25 0.92 ± 0.02	3 0.91 ± 0.03

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3: для каждой географической точки приведены объем выборки, среднее значение ± среднее квадратическое отклонение.

Таблица 2

Морфометрические параметры некоторых подверженных инверсиям структур нимфы (мкм) 3 видов группы *ricinus—persulcatus*Table 1. Morphometric parameters of some subjected to inversions structures of nymph (μcm) for three species of the *ricinus-persulcatus* complex

Признаки		Вид и точка в ареале									
		<i>I. persulcatus</i>						<i>I. pavlovskyi</i>		<i>I. kazakstani</i>	
		Карелия, сев. побережье Онежского оз.	Тянь-Шань, сев. склон хр. Терской-Алатау	Ю.-Зап. Алтай, долина р. Бухтарма	Зап. Саян, долина левобережья р. Енисей	Ю. Приморье, зап. отроги хр. Сихотэ-Алинь	Ю. Сахалин, окр. г. Южно-Сахалинск	Салаир и Кузнецкий Алатау	Ю.-Зап. Алтай, долина р. Бухтарма	Ю. Приморье, зап. отроги хр. Сихотэ-Алинь	Тянь-Шань, долина р. Талас
Длина скутума		30	28	28	30	30	29	13	25	25	28
		663 ± 31	653 ± 23	671 ± 32	675 ± 33	686 ± 33	663 ± 33	661 ± 41	653 ± 26	674 ± 27	583 ± 19
Ширина скутума		30	30	30	30	30	30	13	25	25	26
		566 ± 28	552 ± 22	570 ± 38	567 ± 28	578 ± 21	576 ± 30	570 ± 34	585 ± 18	621 ± 24	530 ± 21
Длина щетинок	<i>ср*</i>	29	27	17	29	24	14	—	19	—	25
		42 ± 4	42 ± 6	46 ± 4	44 ± 2	48 ± 3	44 ± 3	—	49 ± 4	—	76 ± 5
	<i>пк<sub>1</sub>**</i>	18	17	18	20	22	22	—	26	—	30
		57 ± 4	52 ± 5	56 ± 4	57 ± 5	59 ± 5	56 ± 5	—	66 ± 9	—	90 ± 7
	<i>пк<sub>2</sub>***</i>	20	20	20	20	27	19	—	21	—	30
		57 ± 4	56 ± 6	60 ± 5	60 ± 5	62 ± 4	59 ± 5	—	70 ± 8	—	98 ± 8
Длина медиального зубца коксы I		30	26	30	30	30	30	10	24	25	—
		42 ± 5	34 ± 7	43 ± 8	39 ± 6	42 ± 8	39 ± 6	46 ± 3	46 ± 5	59 ± 4	—
Отношение длины скутума к его ширине		30	28	28	30	30	29	19	25	25	26
		1.17 ± 0.06	1.18 ± 0.05	1.17 ± 0.05	1.20 ± 0.06	1.19 ± 0.05	1.15 ± 0.05	1.16 ± 0.05	1.05 ± 0.05	1.09 ± 0.03	1.10 ± 0.05

Примечание. Соответствуют личиночным: \* — *ср<sub>1</sub>*, \*\* — *к<sub>4</sub>*, \*\*\* — *к<sub>5</sub>*.

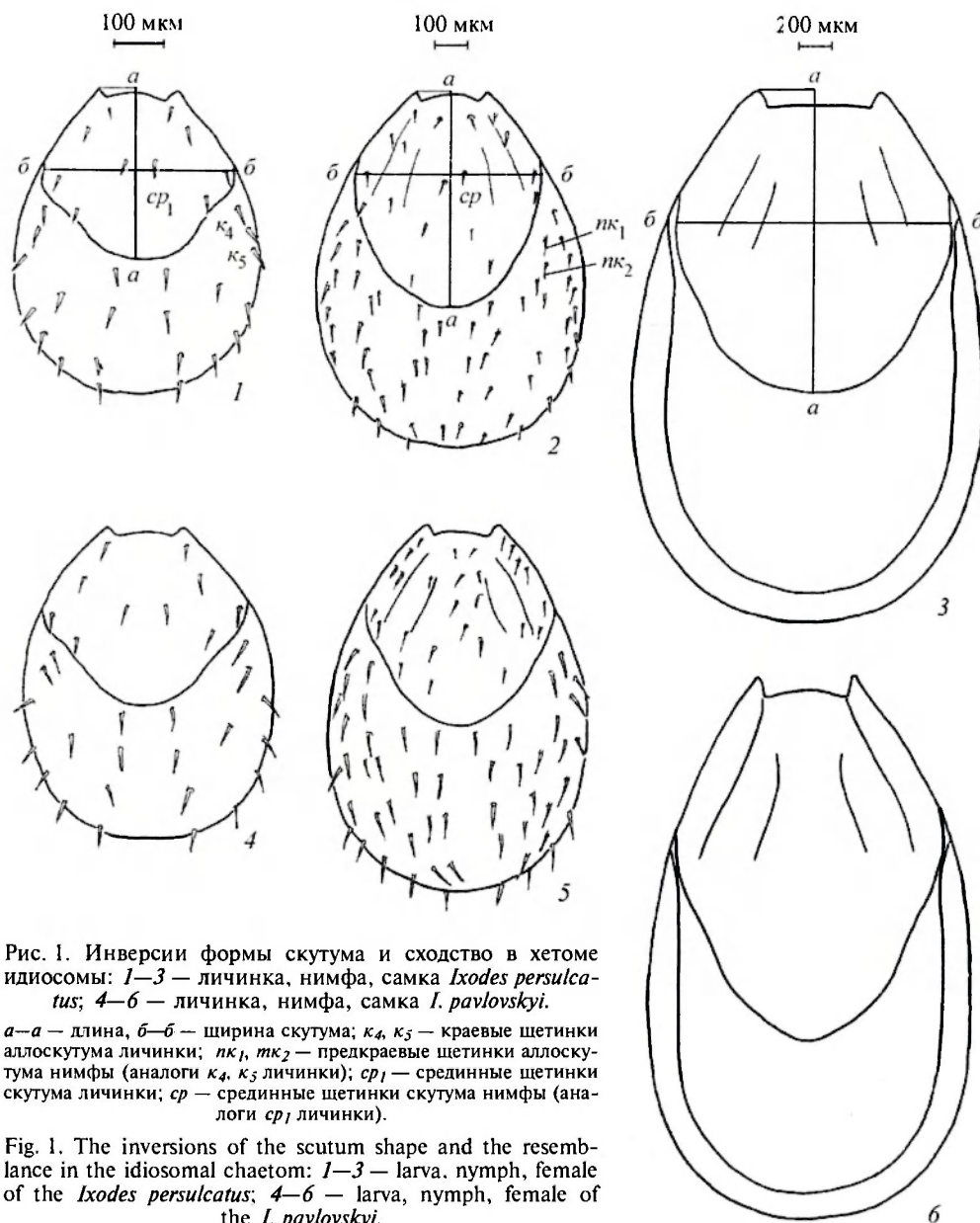


Рис. 1. Инверсии формы скутума и сходство в хетоме идиосомы: 1—3 — личинка, нимфа, самка *Ixodes persulcatus*; 4—6 — личинка, нимфа, самка *I. pavlovskyi*.

*a*—*a* — длина, *b*—*b* — ширина скутума;  $\kappa_4$ ,  $\kappa_5$  — краевые щетинки аллоскутума личинки;  $\text{нк}_1$ ,  $\text{нк}_2$  — предкраевые щетинки аллоскутума нимфы (аналоги  $\kappa_4$ ,  $\kappa_5$  личинки);  $\text{cp}_1$  — срединные щетинки скутума личинки; *cp* — срединные щетинки скутума нимфы (аналоги  $\text{cp}_1$  личинки).

Fig. 1. The inversions of the scutum shape and the resemblance in the idiosomal chaetom: 1—3 — larva, nymph, female of the *Ixodes persulcatus*; 4—6 — larva, nymph, female of the *I. pavlovskyi*.

измерения аурикул не представляется возможным), а пропорции скутума первого вида статистически достоверно превышают таковые второго вида как в обеих зонах симпатрии, так и в объеме ареалов (рис. 1, 2, 5; 3, 2, 5; табл. 2, 5). У самки, наоборот, у *I. pavlovskyi* аурикулы заметно длиннее по сравнению с нимфальными, а отношение длины скутума к его ширине статистически достоверно превышает таковое *I. persulcatus* и в обеих зонах симпатрии, и в ареалах в целом (рис. 1, 3, 6; 3, 3, 6; табл. 3, 5). Таким образом, если следовать тенденции облика этих структур, включая ступень нимфальной фазы, то облик скутума и аурикул самки вида *I. pavlovskyi*, казалось бы, должен быть более ожидаем у вида *I. persulcatus* и наоборот. Для меди-

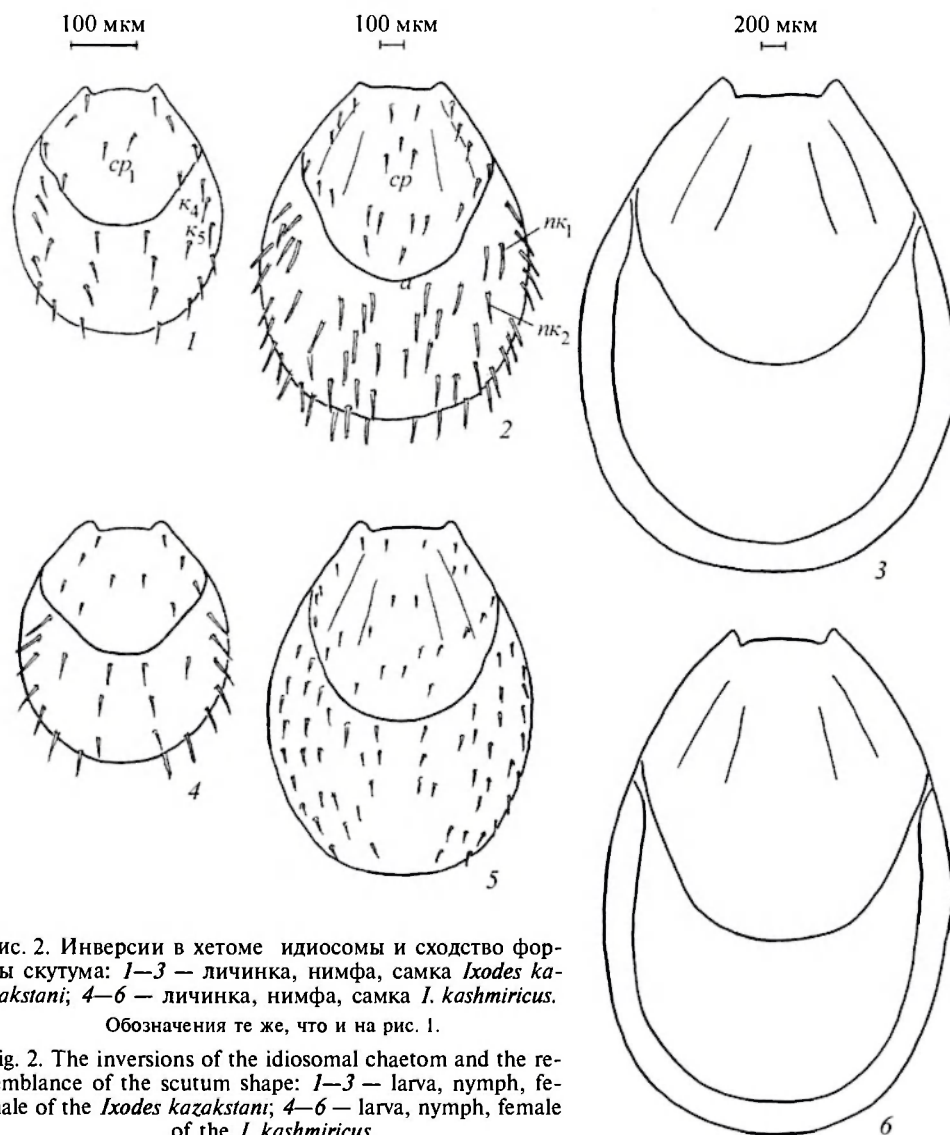


Рис. 2. Инверсии в хетоме идиосомы и сходство формы скута: 1—3 — личинка, нимфа, самка *Ixodes kazakstani*; 4—6 — личинка, нимфа, самка *I. kashmiricus*.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. The inversions of the idiosomal chaetom and the resemblance of the scutum shape: 1—3 — larva, nymph, female of the *Ixodes kazakstani*; 4—6 — larva, nymph, female of the *I. kashmiricus*.

ального зубца кокс I проявление инверсий по отношению к фазам иное. У личинки *I. persulcatus* этот зубец короче и имеет вид, как максимум, равностороннего треугольника, а у *I. pavlovskyi* — длиннее и имеет вид высокого равнобедренного треугольника; эти характеристики соблюдаются как в видовых ареалах в целом, так и в зонах симпатрии данных видов (рис. 5, 2, 5, 6; табл. 1, 5). У нимфы обоих видов зубцы сходны по форме и размерам или длиннее у второго вида (рис. 5, 3, 7; табл. 2, 5). Но у первого вида длина зубца превышает таковую личинки в зонах симпатрии в Юго-Западном Алтае в 2.9 раза, в Южном Приморье в 2.8 раза, по ареалу в целом в 2.6 раза, а у второго вида — соответственно лишь в 1.6, 1.7 и 1.7 раза. У самки *I. persulcatus* медиальный зубец кокс I значительно длиннее такового *I. pavlovskyi*, т. е. инверсия этого признака выражена очень четко (рис. 5, 2—8; табл. 3, 5).

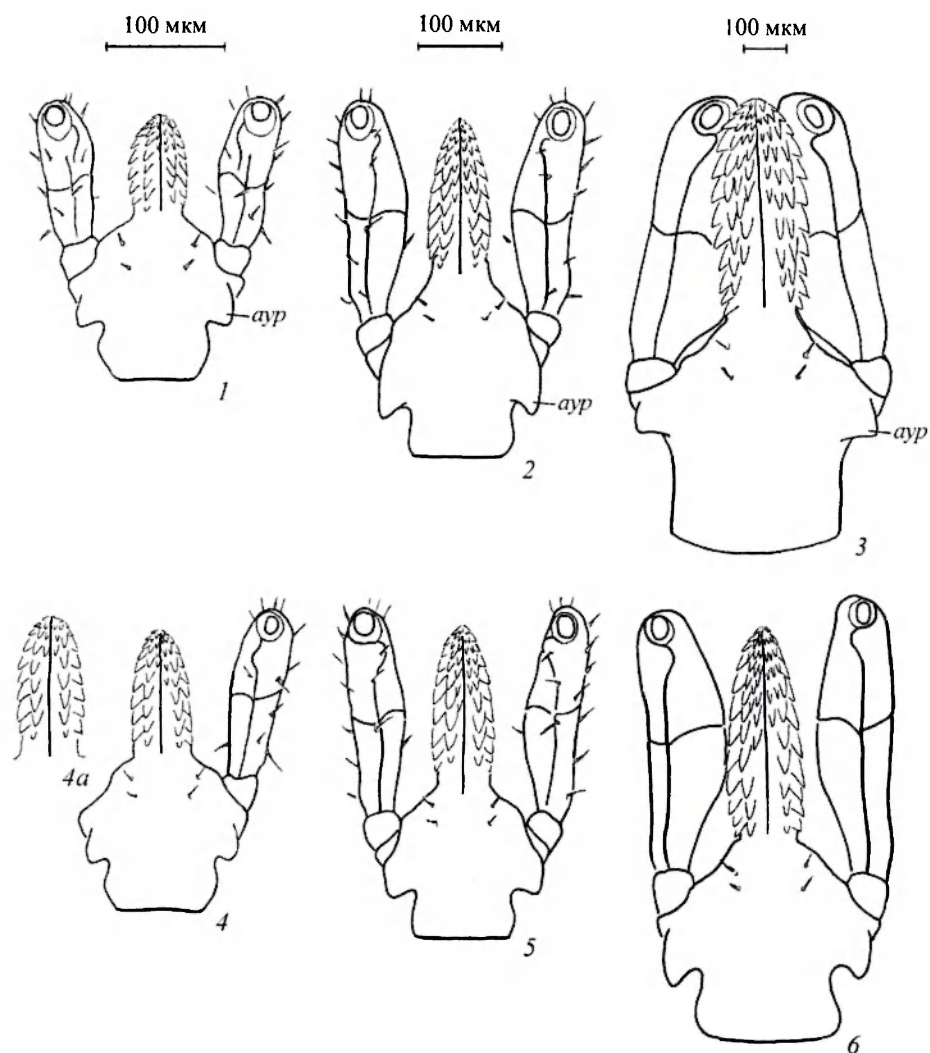


Рис. 3. Инверсии формы аурикул: 1—3 — личинка, нимфа, самка *Ixodes persulcatus*; 4—6 — личинка, нимфа, самка *I. pavlovskyi*.

аур — аурикулы.

Fig. 3. The inversions of the auricula shape: 1—3 — larva, nymph, female of the *Ixodes persulcatus*; 4—6 — larva, nymph, female of the *I. pavlovskyi*.

Еще одна особенность размерных отклонений в онтогенезе данной пары видов касается перепада размеров идиосомы полов. *I. persulcatus* характеризуется более крупными размерами непитавшейся самки по сравнению с таковыми самца, а *I. pavlovskyi*, наоборот, более крупными размерами самца по сравнению с самкой. При этом размеры идиосомы самок данных видов не перекрываются, а достоверность различий по этому признаку самцов, согласно критерию Стьюдента очень велика (табл. 4). Надо заметить, что к использованию показателя длины идиосомы у непитавшихся личинки, нимфы, самки следует относиться с осторожностью в силу, хотя и небольших, возможных изменений растяжимых покровов аллоскутума

Таблица 3

Морфометрические параметры некоторых подверженных инверсиям структур самки (мкм) *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi*Table 3. Morphometric parameters of some subjected to inversions structures of female (μcm) of the *Ixodes persulcatus* and the *I. pavlovskyi*

Признаки	Вид и точка в ареале								
	<i>I. persulcatus</i>						<i>I. pavlovskyi</i>		
	Карелия, сев. побережье Онежского оз.	Тянь-Шань, сев. склон хр. Тер-ской-Алатау	Ю.-Зап. Алтай, долина р. Бухтарма	Зап. Саян, долина лево-бережья р. Енисей	Ю. Приморье, зап. отроги хр. Сихотэ-Алинь	Ю. Сахалин, окр. г. Южно-Сахалинск	Салаир и Кузнецкий Алатау	Ю.-Зап. Алтай, долина р. Бухтарма	Ю. Приморье, зап. отроги хр. Сихотэ-Алинь
Длина скутума	30	21	30	30	30	30	25	25	25
	1420 ± 64	1403 ± 59	1453 ± 59	1419 ± 68	1543 ± 59	1473 ± 56	1460 ± 65	1494 ± 55	1489 ± 57
Ширина скутума	30	21	30	30	30	30	25	25	25
	1334 ± 49	1324 ± 48	1355 ± 60	1302 ± 62	1389 ± 45	1345 ± 61	1171 ± 68	1158 ± 51	1192 ± 60
Длина медиального зуба коксы I	25	16	30	30	30	29	25	25	25
	169 ± 14	160 ± 20	162 ± 17	178 ± 18	177 ± 19	183 ± 20	123 ± 7	128 ± 7	149 ± 10
Отношение длины скутума к его ширине	30	21	30	30	30	30	19	25	25
	1.06 ± 0.04	1.06 ± 0.04	1.07 ± 0.03	1.04 ± 0.03	1.10 ± 0.04	1.10 ± 0.04	1.21 ± 0.04	1.25 ± 0.03	1.21 ± 0.03

Таблица 4

Длина идиосомы половозрелой фазы *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi* по суммарным показателям в ареалах (мкм) и достоверность ее видовых различий у соответствующих полов по критерию Стьюдента (*t*)

Table 4. Length of adult ticks idiosoma of the *Ixodes persulcatus* and the *I. pavlovskyi* using total data in the each species distribution range (μcm) and statistical confidence by Student criterion (*t*) of their specific differences in corresponding sexes

	<i>I. persulcatus</i>	<i>I. pavlovskyi</i>	<i>t</i>
Самка	n = 168 2592 ± 106	n = 75 2104 ± 118	Не перекрываются
Самец	n = 167 2098 ± 81	n = 70 2371 ± 142	15

по естественным (физиологический и абсолютный возрасты, степень голодания или прерванного незначительного кровососания, степень насыщения предыдущей фазы) и механическим (деформация в зависимости от способов хранения и изготовления микроскопических препаратов) причинам. Особенно это касается неполовозрелых фаз, измеряемых в препаратах под микроскопом. В нашем случае различия видов по размерам идиосомы соответствующих полов, установленные на большом материале, в объеме ареалов (табл. 4) оказались достаточными для того, чтобы улавливать их на глаз при сборе в природе на флаг или волокушу при сообитании данных видов.

Отметим, что несмотря на такую «ступенчатость» дифференциальных признаков, после того как они были проанализированы статистически в соответствующих зонах сообитания этих видов и в видовых ареалах в целом и переведены на предложенную для практических целей определения оценку с минимальным количеством статистических признаков, проблем с определением неполовозрелых фаз не возникало, о чем свидетельствуют неоднократные публикации, авторы которых передали свой материал в коллекции ЗИН РАН (Ушакова, Филиппова, 1968; Сапегина, Равкин, 1969; Сапегина, 1972; Чигирик и др., 1972, 1974; Болотин и др., 1977, и др.).

Роль вида *I. persulcatus* в переносе возбудителей клещевого энцефалита и иксодовых клещевых боррелиозов общеизвестна. *I. pavlovskyi* также из-

Таблица 5

Достоверность различий по критерию Стьюдента длины, ширины, пропорций скutum и длины медиального зубца коксы I у личинки, нимфы, самки *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi* по суммарным показателям в видовых ареалах и в зонах симпатрии в Ю.-Зап. Алтае и Ю. Приморье

Table 5. Statistical confidence by Student criterion of the length, width, ratios of scutum, and length of medial tooth of coxa I in larva, nymph, female of the *Ixodes persulcatus* and the *I. pavlovskyi* using total data in specific distribution ranges and in S.-W. Altai and S. Primorje sympatric zones

	Ареал в целом	Ю.-Зап. Алтай	Ю. Приморье
Личинка	8.2; 10.2; нд; 23	4.7; 2.2; нд; 15	4.6; 5.7; нд; 8.9
Нимфа	нд; 3.1; 6.2; 13	2.3; нд; 9.2; нд	нд; 6.7; 9.1; 10.5
Самка	нд; 10.7; 17.4; 22.4	2.6; 13.2; Не перекрываются; 10.8	3.5; 13.1; 11.9; 7.8

Примечание. Порядок параметров в горизонтальных строчках соответствует таковому в названии таблицы.

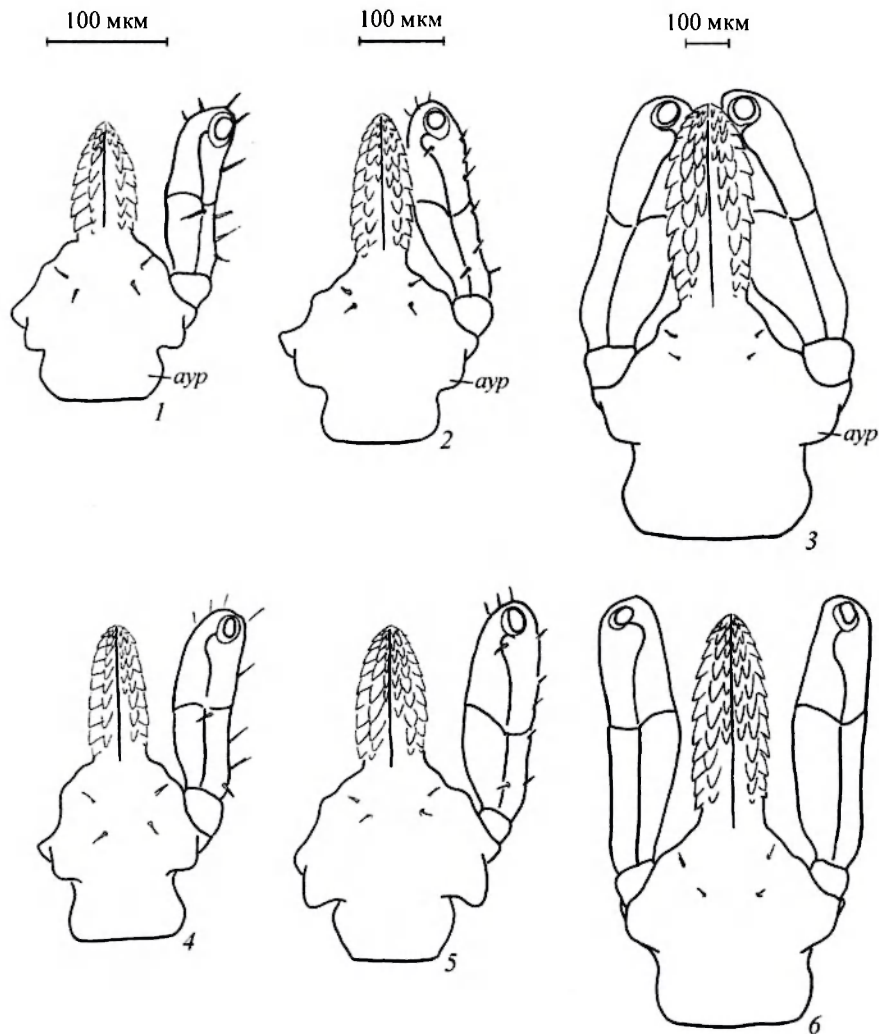


Рис. 4. Инверсии формы аурикул: 1—3 — личинка, нимфа, самка *Ixodes kazakstani*, 4—6 — личинка, нимфа, самка *I. kashmiricus*.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

Fig. 4. The inversions of the auricula shape: 1—3 — larva, nymph, female of the *Ixodes kazakstani*; 4—6 — larva, nymph, female of the *I. kashmiricus*.

вестен как спонтанный носитель возбудителей КЭ (Сапегина, Докучаева, 1970; Чигирик и др., 1974; Куксгаузен, Пчелкина, 1975) и ИКБ (Горелова и др., 2001).

В связи с изучением вопросов переноса возбудителей особо опасных природно-очаговых болезней были подробно описаны в сравнительном плане ареалы этих видов и обоснована гипотеза об особенностях их формирования. Выявлены морфологические и паразито-хозяйные адаптации, создающие прекопуляционный механизм репродуктивной изоляции при сообитании (Филиппова, 1971, 2001; Filippova, 1991, 2002). Была также изучена изменчивость в ареале в объеме всех активных фаз онтогенеза обоих видов (Филиппова, 1977; Таежный..., 1985; Филиппова, Мусатов, 1996; Филиппо-

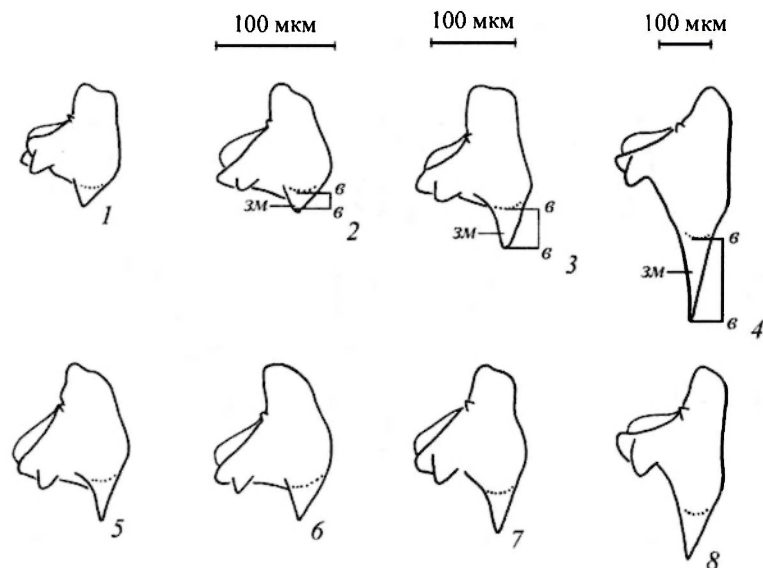


Рис. 5. Инверсии формы медиального зубца коксы 1: 1 — личинка *Ixodes kazakstani*; 2—4 — личинка, нимфа, самка *I. persulcatus*; 5, 6 — личинка, 7, 8 — нимфа и самка *I. pavlovskyi*.  
в—в — длина зубца, ЗМ — зубец медиальный.

Fig. 5. The inversions of the shape of the coxa I medial tooth: 1 — larva of the *Ixodes kazakstani*; 2—4 — larva, nymph, female of the *I. persulcatus*; 5, 6 — larva, 7—8 — nymph and female of the *I. pavlovskyi*.

ва, Панова, 1998б), что еще раз подтвердило тот факт, что при дифференциации обсуждаемых видов невозможно избежать признаков, подверженных инверсиям.

В цитированных публикациях установлено также, что у *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* степень морфологической дифференциации внутри каждого видового ареала неравнозначна. У первого вида она соответствует только уровню морфотипов, опознаваемых в основном по различающимся статистически достоверно размерам и пропорциям многих структур, причем последние чаще разные как у разных фаз, так и у разных географических совокупностей или имеют противоположную тенденцию по ходу онтогенеза. У второго вида четко выявляются 2 подвида — восточный *I. pavlovskyi pavlovskyi* Rom., 1946 и западный — *I. p. occidentalis* Fil. et Pan., 1998, ареалы которых совпадают с восточной и западной большими дизъюнктивными областями распространения вида. Значительное число различий подвидов касаются 1—2 соответствующих фаз, но некоторые структуры внутри каждого подвида характеризуются общей тенденцией размеров и пропорций транзитно у всех фаз онтогенеза и служат дифференциальными признаками подвидов. Такие особенности изменчивости этих видов в ареалах могут отражаться на степени выраженности инверсий, но, как показано выше, не нивелируют их и инверсии остаются видоспецифическим признаком.

Описанный вариант комплекса инверсий оказался одним (но не единственным) из самых коварных при выявлении дифференциальных признаков близких видов, особенно учитывая их сообитание. Как правило, в подобных ситуациях решение вопроса о дифференциации близких видов требует получения неполовозрелых фаз в лаборатории от точно определенных родителей, а затем изучения изменчивости всех активных фаз в ареале.

Проанализируем инверсии еще у одного вида из группы *ricinus—persulcatus* — *I. (I.) kazakstani* Ol. et Sor., 1934, близкого к двум рассмотренным выше, но также и к *I. ricinus* (L., 1758) и некоторым другим палеарктическим и неарктическим родственным видам этой группы. У личинки *I. kazakstani* щетинки аллоскутума конусовидные, короткие, аурикулы заострены, а медиальные зубцы кокс I в виде равностороннего треугольника — признаки, свойственные личинке *I. persulcatus* и некоторым очень близким к нему видам в пределах названной группы (ср. рис. 2, 1 и 1, 1; 4, 1 и 3, 1; 5, 1 и 2; табл. 1). У нимфы и самки *I. kazakstani* щетинки аллоскутума палочковидные, длинные, а аурикулы тупые — признаки, свойственные всем фазам *I. ricinus* и некоторым другим видам данной группы (рис. 2, 2; 4, 2, 3; табл. 2). Скутум всех фаз как *I. kazakstani*, так и *I. persulcatus* имеет большое сходство (ср. рис. 2, 1—3 и 1, 1—3). Виды *I. kazakstani* и *I. persulcatus* — парapatричны в Северном Тянь-Шане, где границы их ареалов соприкасаются, но прослежено четкое биотопическое разделение при частичном использовании одних и тех же видов прокормителей (Филиппова, 1973, 1977, 1999). Большое сходство на личиночной фазе в тот период, когда неполовозрелые фазы еще не были описаны, создавало впечатление парадоксальной ситуации, аналогичной рассмотренной выше для *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* — якобы обнаружению личинок *I. persulcatus* в несвойственных ему сформированных дериватами тургайской флоры осветленных горных незатопляемых тугайных биотопах, населенных половозрелыми клещами *I. kazakstani*. Такие биотопы на склонах хребтов, обрамляющих Иссык-Кульскую котловину, тесно соседствуют с характерными для обитания *I. persulcatus* местообитаниями бореального типа у нижней границы горной тайги. Вопрос был решен нами с помощью сначала доведения в лаборатории личинок из незатопляемых тугайных местообитаний до половозрелой фазы, а затем и выводением личинок от собранных в разных точках ареала и заведомо определенных половозрелых *I. kazakstani*.

Сходная ситуация, но с иным распределением инверсий по фазам наблюдается у вида из той же таксономической группы — *I. kashmiricus* Pom., 1948, имеющего в Тянь-Шане область перекрывания ареалов с *I. persulcatus*, хотя и при низкой численности первого из них (Филиппова, 1977, 1999). Палочковидным удлинненным краевым щетинкам аллоскутума личинок *I. kashmiricus* (выведенным в лаборатории от родителей из типовой местности американскими иксодологами, любезно передавшими в коллекцию ЗИН РАН 3 экз.) сопутствуют тупоугольные или прямоугольные аурикулы (рис. 2, 4; 4, 4; табл. 1) — все признаки, свойственные *I. ricinus* и некоторым очень близким видам в пределах группы *ricinus—persulcatus*. Нимфальная фаза характеризуется короткощетинковым хетомом аллоускутума и остроугольными аурикулами (рис. 2, 5; 4, 5) — признаками, характерными для *I. persulcatus*, *I. pavlovskyi* и некоторых других очень близких к ним видов. Самка, как и личинка, обладает длиннощетинковым хетомом аллоскутума и тупоугольными аурикулами (рис. 4, б); скутум всех фаз имеет большое сходство с *I. persulcatus* (ср. рис. 2, 3—5 и 1, 1—3).

Все рассмотренные выше варианты морфологических инверсий в пределах подсем. Ixodinae относятся к видам с пастбищным типом паразитизма, использующим широкий круг прокормителей. Так, неполовозрелые фазы *I. ricinus*, *I. persulcatus*, *I. pavlovskyi*, *I. kazakstani*, *I. kashmiricus* паразитируют на широком круге мелких и средних млекопитающих и птиц из экологической группы, собирающей корм в нижнем ярусе, с некоторым перевесом в пользу млекопитающих или птиц в зависимости от размещения популя-

ции в видовом ареале. На половозрелой фазе прослеживается специализация: *I. ricinus* предпочитает крупных и средних млекопитающих, *I. persulcatus* питается исключительно на крупных и средних млекопитающих, малоизученный вид *I. kashmiricus* известен с крупных млекопитающих, *I. kazakstani* — с зайца-толая и птиц из экологической группы, собирающей корм в нижнем вертикальном ярусе, а *I. pavlovskiyi* — преимущественно с птиц также из экологической группы, собирающей корм в нижнем ярусе.

В подсем. Ixodinae инверсии наблюдаются и у видов с гнездово-норным типом паразитизма. Диапазон подверженных инверсиям структур сходен с таковым видов с пастбищным типом паразитизма. Рассмотрим несколько примеров.

У вида *I. (Ixodes) occultus* Pom., 1946 (из группы *redikorzevi*) наблюдается инверсия в длине щетинок аллоскутума — у личинки короткие, у старших фаз — длинные, но прочие признаки сохраняют общие для всех фаз тенденции. Видовая принадлежность неполовозрелых фаз также подтверждена выведением личинок в лаборатории. *I. occultus* — обитатель жарких пустынь Казахстана, Средней Азии, Ирана, при гнездово-норном типе паразитизма основным хозяином служит большая песчанка, в зимовочных норах которой протекает цикл развития; паразитирует также на других обитателях пустынь из числа грызунов и мелких хищников.

У близких видов подрода *Scaphixodes* Schulze, 1941 гнездово-норных паразитов морских водоплавающих птиц — *Ixodes* (Sc.) *signatus* Bir., 1895 и *I. (Sc.) unicavatus* Neumann, 1908 наблюдаются инверсии формы скутума, распределение которых по фазам аналогично тому, что было описано выше для видов *I. (Ixodes) persulcatus* и *I. (I.) pavlovskiyi*. Одинаково укороченный у обоих видов скутум личинки удлиняется у нимфы *I. signatus* не столь резко, как у *I. unicavatus*, а у самки, наоборот, резко удлинен у первого вида и в меньшей степени у второго. *I. signatus* распространен на азиатском и северо-американском побережьях и островах Тихого океана, а *I. unicavatus* на европейском побережье и островах Атлантического океана. Основные хозяева обоих видов бакланы, в скальных гнездах которых протекает цикл развития обоих видов (Филиппова, 1977).

Проанализируем некоторые варианты инверсий у представителей подсем. Amblyomminae, касающиеся иных структур или их комбинаций по сравнению с рассмотренными выше.

Виды номинативного подрода рода *Haemaphysalis* Koch, 1844 — *H. (H.) flava* Neumann, 1897 и *H. (H.) japonica douglasi* Nuttall et Warburton, 1915 характеризуются сообитанием в одних и тех же биотопах в обширных зонах перекрытия ареалов в Южном Приморье, на прилегающих к нему островах, а также на п-ове Корея и Японских островах (Yamaguti et al., 1971; Болотин, 1980). Наибольшую трудность в дифференциации представляет личиночная фаза, у которой нивелирован существенный дифференциальный признак, свойственный последующим фазам, включая оба пола этих видов: тенденция соотношения длин медиальных зубцов кокс по направлению спереди назад (Филиппова, 1997). У личинки каждого вида длины медиальных зубцов на всех трех парах кокс примерно одинаковы. У *H. flava*, начиная с нимфы, и особенно у самки и самца длина медиального зубца увеличивается по направлению от I коксы к IV. У нимфы и особенно у самки и самца *H. japonica douglasi* длина медиального зубца уменьшается по направлению от I коксы к IV (рис. 6).

У близких видов из группы *sanguineus* номинативного подрода рода *Rhipicephalus* Koch, 1844 — *R. (R.) turanicus* Pom., 1940, *R. (R.) sanguineus* (Latr.,



Рис. 6. Инверсии соотношения длин медиальных зубцов кокс I—IV: 1—3 — личинка, нимфа, самка *Haemaphysalis flava*; 4—6 — личинка, нимфа, самка *H. japonica douglasi*.

Fig. 6. The inversions of the length ratio for the medial teeth of the coxae I—IV: 1—3 — larva, nymph, female of the *Haemaphysalis flava*; 4—6 — larva, nymph, female of the *H. japonica douglasi*.

1806), *R. (R.) pumilio* Sculze, 1935, *R. (R.) rossicus* Yakimov et Kohl-Yakimova, 1911 инверсии распространяются на некоторые особенности хетотаксии идиосомы и пальп, имеющие большое значение для видовой идентификации неполовозрелых фаз. Данные виды имеют обширные ареалы, высокую численность и существенное медицинское и ветеринарное значение. Перекрыванию ареалов на значительных территориях сопутствует паразитирование на скоте и собаках и сообитание в общих биотопах. Установлена высокая степень индивидуальной и географической изменчивости структур, традиционно используемых в качестве диагностических признаков (Филиппова, 1997; Walker et al., 2000).

Учитывая такую ситуацию, нами были изучены в поисках дополнительных видовых признаков для всех фаз структуры малого и ультрамалого размеров с помощью растрового сканирующего микроскопа при увеличении до 5000 раз и более в отдельных случаях. По каждой фазе каждого из перечисленных видов исследовано от 3 до 15 экз., преимущественно более 5. Наиболее показательные инверсии выявлены в характере расщепления некоторых групп щетинок идиосомы и пальп, а именно: наличии или отсутствии расщепления, форме (пропорциях) зубчиков, количестве и топографии их рядов на определенных щетинках. На рис. 7 схематично показаны преобразования в онтогенезе 4 названных выше видов: расщепления стеральных (1—4), задних срединных дорсальных (5—8) и вентральных (9—12) щетинок идиосомы; формы зубчиков, количества и топографии их рядов на вентро-медиальных щетинках II членика пальп, а также сужение или расширение от основания к средней части этих щетинок (13—16).

Общая для всех видов тенденция — уменьшение числа элементов расщепления рассмотренных щетинок идиосомы и пальп, а также смена формы щетинок решается у каждого вида по-своему за счет характера и места инверсий по ходу онтогенеза. Так, у *R. sanguineus* задние срединные вентральные щетинки идиосомы личинки имеют лишь одно расщепление, а все личиночные расщепления рассмотренных щетинок идиосомы утрачиваются уже у нимфы; видоспецифичны и инверсии рядности зубчиков вентро-медиальных щетинок пальп: у *R. turanicus* уже у нимфы выпадает вентральный ряд зубчиков вентро-медиальных щетинок II членика пальп, а на половозрелой фазе меняется форма (пропорции) зубчиков. Личинка *R. pumilio* и *R. rossicus* по сравнению с двумя другими видами характеризуется 4, а нимфа 3 продольными рядами зубчиков на вентро-медиальных щетинках II членика пальп, но у первого из них на половозрелой фазе сохраняется по 2 ряда со своеобразной топографией у полов, а у второго — только по одному, идентично расположенному у полов.

Еще один пример инверсий у представителей амблиоммин, касающийся изменений в онтогенезе размерных тенденций и перекликающийся с таковым у *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi*, но имеющий то своеобразие, что размерные тенденции едины для обоих полов, обнаружен при ревизии и подтверждении видового статуса *Hyalomma anatolicum* Koch, 1844 и *H. excavatum* Koch, 1844 вместе с поиском дифференциальных признаков для неполовозрелых фаз (Апанаскевич, 2003). Эти близкие виды (подрод *Euhyalomma* Fil., 1984, группа *anatolicum*) с обширными и в значительной степени перекрывающимися ареалами очень изменчивы. Они несколько раз низводились до подвидов и восстанавливались в качестве самостоятельных видов. В литературе по этому вопросу не было убедительного, обоснованного сравнительно-онтогенетическими данными, мнения (Feldman-Muhsam, 1954; Hoogstraal, Kaiser, 1959; Kaiser, Hoogstraal, 1964). На очень большом коллекцион-

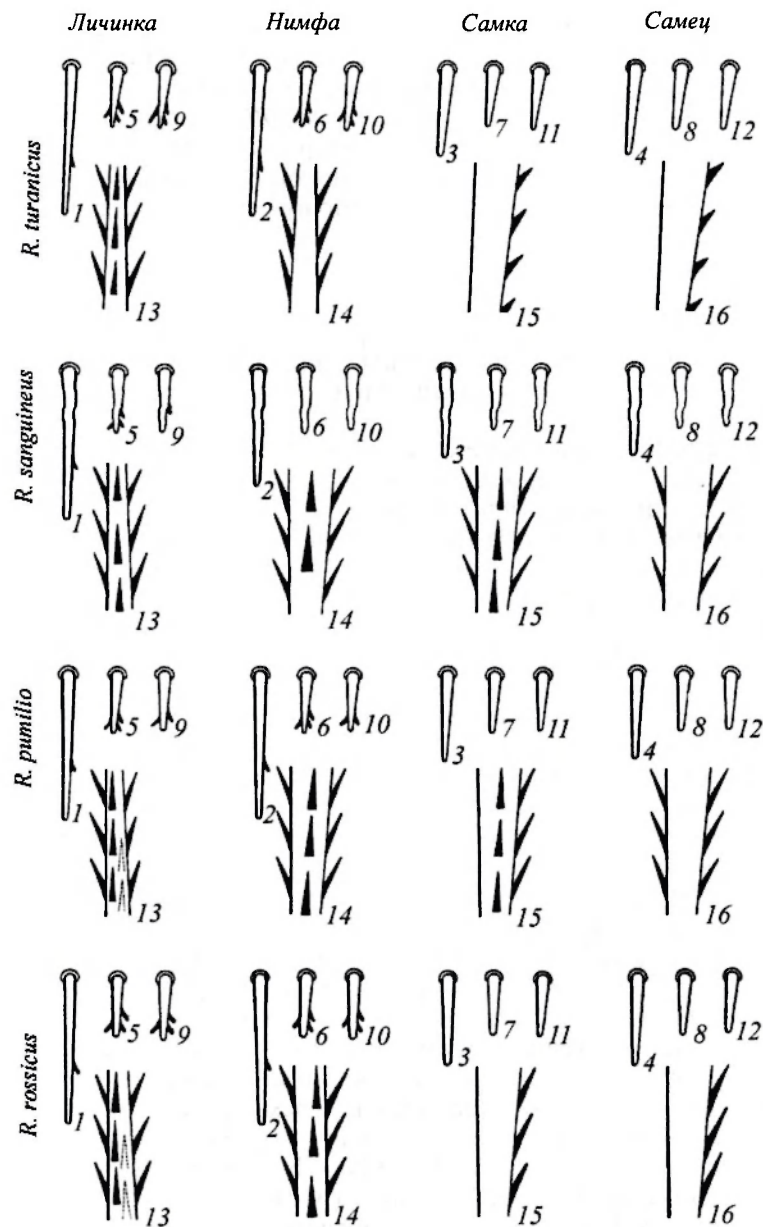


Рис. 7. Инверсии в некоторых структурах хетомов идиосомы и пальп 4 видов рода *Rhipicephalus*: 1—12 — расщепления щетинок идиосомы (1—4 — стернальных, 5—8 — задних срединных дорсальных, 9—12 — задних срединных вентральных), 13—16 — форма зубчиков в расщеплениях вентро-медиальных щетинок II членика пальп, количество и топография рядов зубчиков, а также сужение или расширение от основания до середины этих щетинок.

1—12 — масштабы выдержаны только в пределах данной фазы, 13—16 — зубчики вентро-медиальных щетинок II членика пальп в вентральных, медиальных (слева) и латеральных (справа) рядах — залиты, в дорсальных рядах показаны тонкой линией.

Fig. 7. The inversions in the some structures of the idiosomal and palpal chaetoms of four *Rhipicephalus*-species: 1—12 — splits of the idiosomal chaetae: 1—4 — sternal, 5—8 — posterior dorso-medial, and 9—12 — posterior ventro-medial; 13—16 — the form of the teeth in splits of the ventro-medial chaetae of II palpal segment, number and topography of the tooth rows, and the chaetae shape.

ном материале ЗИН РАН, охватывающим ареалы, в том числе и зоны симпатрии, цитированный автор, исследуя дифференциацию по всем фазам онтогенеза, в том числе и путем тщательного статистического анализа, установил следующий вариант инверсий. *H. anatolicum* характеризуется относительно крупными размерами многих твердых органов на личиночной и нимфальной фазах и мелкими у обоих полов. *H. excavatum*, наоборот, характеризуется мелкими размерами на неполовозрелых фазах и крупными у обоих полов.

Универсальная причина морфологических инверсий  
в онтогенезе иксодовых клещей и их роль  
в микроэволюционных процессах

На данном этапе знаний об иксодовых клещах представления (или только предположения) о функциях подверженных инверсиям наружных органов или их подчиненных структур имеются лишь в общей форме. Например: скutum не только выполняет защитную функцию, но изнутри обеспечивает прикрепление мускулатуры, управляющей ротовыми и почти всеми внутренними органами; аурикулы и зубцы кокс — фиксаторный аппарат при перемещении и закреплении на хозяине; группы щетинок идиосомы рассматриваются как тактильные, контролирующие положение клеща при нахождении и перемещении на хозяине, а щетинки пальп — как тактильные, осуществляющие контроль при погружении ротовых органов в покровы хозяина в процессе присасывания. Несомненно, что у каждого вида эта схема функций имеет свои еще не изученные особенности.

С нашей точки зрения, при столь разных морфофункциональных показателях, сопутствующих инверсиям, было бы бесперспективно искать для каждого случая инверсий свою причину.

Обнаружение описанных инверсий столь разных органов и их тонких структур при таком широком морфофункциональном диапазоне у видов 4 родов, принадлежащих к разным подсемействам иксодовых клещей, свидетельствует о том, что причина этого феномена кроется в универсальном для данного семейства свойстве. Такое свойство — уникальные в пределах всего отряда клещей взаимосвязанные формы специализации иксодид на всех активных фазах, как-то: избыточное питание, гигантизм, растяжение и рост наружных покровов и кишечника во время акта питания. Так, линейные размеры сытых самок видов разных родов увеличиваются в 2.8—4.5 раза, а масса — в 70—130 раз (Балашов, 1998). Все эти морфофункциональные особенности сопряжены с преобладанием у иксодид пастбищного типа паразитизма, при котором каждая фаза питается кровью хозяина один раз в жизни, а единственный гонотрофический цикл обеспечивает самке колоссальную яйцепродукцию (до 30 000 яиц). Столь сложный тип переразвития возник вместе с формированием пастбищного типа подстерегания «бездомных» быстро передвигающихся прокормителей, будь-то копытные—хозяева половозрелой фазы или грызуны, насекомоядные, мелкие хищные млекопитающие—хозяева неполовозрелых фаз, контакт с которыми осуществляется преимущественно в биотопах в целом во время активности хозяев (а не в норе). Со многими экологическими группами птиц иксодиды осуществляют контакт также вне гнезд, в местах добывания корма. Виды с гнездово-норным типом паразитизма обладают описанным морфофункциональными свойствами, лишь в несколько меньшей мере.

На множестве примеров с другими группами животных показано, что переразвитие организма ведет к дисбалансу органов вследствие отставания темпов перестройки системы онтогенетической координации (Шмальгаузен, 1983; Северцов, 1990).

В предыдущем разделе рассмотрены примеры инверсий многих органов и их подчиненных структур у пар или групп близких видов. На основании этих примеров можно сделать следующие выводы. Во-первых, в свете эволюционных процессов описанную совокупность инверсий нельзя объяснить иной причиной, чем наследственно закрепленной дискоординацией в ходе онтогенеза. Во-вторых, биологический смысл инверсий в том, что они, наряду с проявлением полиморфизма, нередко характеризующегося у иксовых клещей разнонаправленностью параметров в зависимости от фазы, признака и положения вида в ареале (Филиппова, 1977, 1997, 2004; Филиппова, Мусатов, 1996; Филиппова, панова, 1997, 1998а, б; Филиппова, Плаксина, 2005), повышают адаптивный потенциал вида в процессе микроэволюции.

Влияние специализации к избыточному питанию и гигантизма на дисбаланс структур в онтогенезе, например, в количестве и топографии элементов хетома у нимфальной и половозрелой фаз иксовых клещей (неотрихия) и значение этих нарушений для систематики в объеме всего активного отрезка онтогенеза анализировалось нами и ранее (Филиппова, 1977, 1997). Теперь можно говорить о том, что причина этого явления и морфологических инверсий в онтогенезе иксовых клещей общая.

#### Значение морфологических инверсий в онтогенезе иксовых клещей для систематики видового уровня

Выявление инверсий не было для автора самоцелью, а происходило последовательно в процессе таксономических исследований иксовых клещей, проводившихся с охватом всех активных фаз онтогенеза по возможности в объеме видового ареала. Учитывая присущий видам иксодид большой диапазон изменчивости и неоднозначное проявление ее в зависимости от признака, фазы, местоположения в ареале, особенностей формирования и геологического возраста изученных географических совокупностей вида, такой подход гарантирует тот факт, что в каждом рассмотренном случае мы имеем дело именно с феноменом морфологической инверсии в онтогенезе данного вида, а не с географической изменчивостью признака.

Приведенные примеры инверсий касаются преимущественно палеарктических видов, представленных в фауне России и на обширных сопредельных территориях с запада, юга и востока, с выходом лишь некоторых из них и в другие зоогеографические области. Этими примерами далеко не исчерпывается диапазон как видов, у которых мы выявили инверсии, так и задействованных в инверсиях структур. На указанных территориях некоторые подроды всех имеющих в Палеарктике родов сем. Ixodidae представлены всего 1—2 видами и проявление инверсий не отражается отрицательно на дифференциальной диагностике таких видов в объеме фаун этих территорий.

В данной статье мы ограничились приведенными примерами прежде всего по причине, указанной в начале статьи — опираться на факты, документированные коллекционным материалом. Все установленные случаи мор-

фологических инверсий в онтогенезе иксодовых клещей имеют позитивное значение для систематики видового уровня. Независимо от того, углубляют или нивелируют инверсии отличия очень близких видов на какой-либо фазе, они в силу своеобразия у каждого из близких видов формируют видоспецифический морфологический облик всего активного отрезка онтогенеза в целом.

Таким образом, в рамках морфологической концепции вида при исследованиях по подтверждению самостоятельности близких видов иксодовых клещей сравнительно-морфологическим методом инверсии служат интегральным признаком вида. Они проявляются независимо от положения изученных совокупностей особей в видовом ареале и однотипны у географических подвидов. Примером тому могут служить подвиды вида *I. pavlovskyi*: *I. p. pavlovskyi* (дизъюнктивная область распространения — Южное Приморье) и *I. p. occidentalis* (дизъюнктивная область распространения — Зап. Сибирь, Зап. Саян, Алтай).

Представление о феномене морфологических инверсий у иксодовых клещей позволяет избежать сомнений, особенно при определении видов по неполовозрелым фазам, вызванных сходством некоторых структур с таковыми у другой фазы близкородственного вида, и уверенно идентифицировать виды по любой фазе.

Какая структура, подверженных географической изменчивости, следует ожидать, что и степень выраженности инверсий может изменяться в ареале. В этом нас убеждают приведенные выше факты для *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi*.

Выше были рассмотрены некоторые примеры, свидетельствующие о том, как иногда рискованно при идентификации неполовозрелых фаз опираться на облик признаков смежных фаз. Это остается актуальным, так как для значительной части вне палеарктических видов неполовозрелые фазы еще не описаны или описаны очень схематично, что затрудняет их определение.

Нельзя забывать о роли упомянутых в статье видов в паразитарных системах, в том числе природных очагов особо опасных болезней, и о существующих специфических связях: вид клеща (или группа близкородственных видов)—вид возбудителя. Исследования такого плана требуют точного определения вида клеща по любой фазе. Особенно затруднено определение неполовозрелых фаз близких видов-переносчиков в областях их симпатрии по причинам малого количества дифференциальных признаков и значительно-го диапазона их изменчивости. Знание о феномене морфологических инверсий способствует правильной тактике при практическом определении больших серий особей в обширных областях симпатрии близких видов-переносчиков.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной статье мы ограничились рассмотрением морфологических инверсий в онтогенезе иксодовых клещей на уровне вида. Представленные фактические данные о морфологических инверсиях и предложенная трактовка их причин и биологического смысла при микроэволюционном процессе у иксодовых клещей служат надежным подкреплением для понимания далеко не линейной на протяжении онтогенеза дифференциации близких видов и сравнения их морфологических взаимоотношений по интегральным показателям для всех активных фаз одновременно. Это в свою

очередь наряду со сравнительными данными о генезисе ареалов, предположительном геохронологическом возрасте, выявленных симпатрическим или аллопатрическим путях видообразования в некоторых группах близких видов-переносчиков, позволяет разрабатывать гипотезы о процессах микроэволюции тесно связанных с ними групп возбудителей опасных природно-очаговых болезней (Коренберг, 1996).

Однако проявление морфологических инверсий в онтогенезе может иметь и надвидовой характер, вплоть до самого высокого по меркам иксовых клещей таксономического уровня. В качестве последствий недооценки этого явления можно привести случаи неправильного отнесения к под родам хорошо ранжированных родов *Ixodes* и *Haemaphysalis* некоторых видов в результате пренебрежения неполовозрелыми фазами, даже попытки ликвидировать некоторые под роды, впрочем, быстро и доказательно восстановленные.

Инверсии наблюдаются также при морфологической дивергенции родового уровня. Например, неполовозрелые фазы рода *Anomalohimalaya* Hoog., Kaiser et Mitchel, 1970 имеют облик таковых рода *Rhipicephalus*, далее происходит очень резкая ломка с приобретением черт как оригинальных, так и свойственных другим родам. К морфологическим инверсиям на уровне семейства следует отнести такую особенность органогенеза в позднем эмбриональном периоде онтогенеза, как закладку и резорбцию IV пары ног с восстановлением ее на нимфальной фазе.

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 03-04-49664) и Министерством науки Российской Федерации (грант НШ-1664.2003.4).

#### Список литературы

- Апанаскевич Д. А. Дифференциация близкородственных видов *Hyalomma anatolicum* и *H. excavatum* (Acari: Ixodidae) в объеме их ареалов на основании изучения всех фаз жизненного цикла // Паразитология. 2003. Т. 37, вып. 4. С. 259—280.
- Балашов Ю. С. Иксовые клещи-паразиты и переносчики инфекций. СПб.: Наука, 1998. 287 с.
- Болотин Е. И. Эколого-фаунистический обзор иксовых клещей Приморского края // Тихоокеан. ин-т географии АН СССР. ДВНЦ. Владивосток, 1980. 25 с. Деп. в ВИНИТИ 6.05.1980.
- Болотин Е. И., Колонин Г. В., Киселев А. И., Матюшина О. А. Распространение и экология *Ixodes pavlovskyi* (Ixodidae) в Сихотэ-Алине // Паразитология. 1977. Т. 11, вып. 3. С. 225—230.
- Горелова Н. Б., Коренберг Э. И., Филиппова Н. А., Постик Д. Первая изоляция патогенных для человека боррелий от клещей *Ixodes pavlovskyi* Rom. // ДАН. 2001. Т. 378, № 4. С. 558—559.
- Коренберг Э. И. Таксономия, филогенетические связи и области формообразования спирохет рода *Borrelia*, передающихся иксовыми клещами // Успехи современной биологии. 1996. Т. 116, вып. 4. С. 389—406.
- Куксгаузен Н. А., Пчелкина А. А. Исследование *Ixodes pavlovskyi* Rom. на спонтанную зараженность возбудителями некоторых природно-очаговых болезней человека // Тез. докл. VIII науч. конф. паразитол. Украины. Донецк—Киев, 1975. С. 83—85.
- Сапегина В. Ф. К биологии *Ixodes pavlovskyi* // Трансконтинентальные связи перелетных птиц и их роль в распространении арбовирусов. Новосибирск: Наука, 1972. С. 388—392.
- Сапегина В. Ф., Докучаева Ю. И. О способности *Ixodes pavlovskyi* передавать вирус клещевого энцефалита в эксперименте // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1970. Т. 10, вып. 2. С. 152.
- Сапегина В. Ф., Равкин Ю. С. О находках *Ixodes pavlovskyi* Rom. в Северо-Восточном Алтае // Паразитология. 1969. Т. 3, вып. 1. С. 22—23.

- Северцов А. С. Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1990. 272 с.
- Тажный клещ... / Под ред. Н. А. Филипповой. Л.: Наука, 1985. 416 с.
- Ушакова Г. В., Филиппова Н. А. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). II. К экологии *Ixodes pavlovskyi* Pom. в Восточном Казахстане // Паразитология. 1968. Т. 2, вып. 4. С. 334—338.
- Филиппова Н. А. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). VI. Особенности ареалов *Ixodes pavlovskyi* Pom. и *I. persulcatus* Schulze в связи с их палеогенезом // Паразитология. 1971. Т. 5, вып. 5. С. 385—391.
- Филиппова Н. А. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). VII. Палеогенез южной ветви группы *I. persulcatus* взаимоотношение с *I. ricinus* (L.) // Паразитология. 1973. Т. 7, вып. 1. С. 3—13.
- Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae // Фауна СССР. Паукообразные. Л.: Наука, 1977. Т. 4, вып. 4. 396 с.
- Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсем. Amblyomminae // Фауна России. Паукообразные. Л.: Наука, 1997. Т. 4, вып. 5. 436 с.
- Филиппова Н. А. Симпатрия близкородственных видов иксодовых клещей и ее возможная роль в паразитарных системах природных очагов трансмиссивных болезней // Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 3. С. 233—241.
- Филиппова Н. А. Многоступенчатый механизм репродуктивной изоляции близкородственных видов *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi* (Ixodidae) в области симпатрии // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 5. С. 361—375.
- Филиппова Н. А. Изменчивость рисунка твердых дорсальных покровов идиосомы и других фенотипических признаков как проявление микроэволюции вида *Dermacentor marginatus* (Acari: Ixodidae) // Паразитология. 2004. Т. 38, вып. 5. С. 369—387.
- Филиппова Н. А., Мусатов С. А. Географическая изменчивость половозрелой фазы *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). Опыт применения баз данных по морфометрии // Паразитология. 1996. Т. 30, вып. 3. С. 205—215.
- Филиппова Н. А., Панова И. В. Значение наружных ультраструктур в систематике иксодовых клещей рода *Rhipicephalus* Koch (Ixodoidea, Ixodidae) // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 1982. Т. 31. С. 17—36.
- Филиппова Н. А., Панова И. В. Географическая изменчивость половозрелой фазы *Ixodes ricinus* (Ixodidae) в восточной части ареала // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 5. С. 377—390.
- Филиппова Н. А., Панова И. В. Роль преимагинальных фаз в оценке географической изменчивости вида *Ixodes ricinus* (Ixodidae) // Паразитология. 1998а. Т. 32, вып. 2. С. 105—117.
- Филиппова Н. А., Панова И. В. Географическая изменчивость всех активных фаз онтогенеза как основа для оценки внутривидовой таксономической структуры *Ixodes pavlovskyi* (Ixodidae) // Паразитология. 1998б. Т. 32, вып. 5. С. 396—411.
- Филиппова Н. А., Панова И. В. Внутривидовая дифференциация норного клеща *Ixodes crenulatus* (Ixodidae) // Паразитология. 2000. Т. 34, вып. 4. С. 265—279.
- Филиппова Н. А., Плаксина М. А. Некоторые аспекты внутривидовой изменчивости близкородственных видов группы *Dermacentor marginatus* (Acari: Ixodidae) как показатель микроэволюционного процесса // Паразитология. 2005. Т. 39, вып. 5. С. 337—354.
- Филиппова Н. А., Ушакова Г. В. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). I. *I. pavlovskyi* Pom. в Восточном Казахстане; переописание самки и описание самца // Паразитология. 1967. Т. 1, вып. 4. С. 269—277.
- Филиппова Н. А., Ушакова Г. В. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). III. К диагностике личинок и нимф *I. pavlovskyi* Pom. и *I. persulcatus* Schulze из Восточного Казахстана // Паразитология. 1968. Т. 2, вып. 6. С. 535—542.
- Чигирик Е. Д., Истраткина С. В., Бирюкова М. П., Некрасова А. В. Находки клещей *Ixodes pavlovskyi* Pom. (Ixodoidea, Ixodidae) в Кемеровской области // Паразитология. 1972. Т. 6, вып. 3. С. 305—306.
- Чигирик Е. Д., Селютин И. А., Бирюкова М. П., Истраткина С. В. Обнаружение очага высокой численности клещей *Ixodes pavlovskyi* Pom. (Parasitiformes, Ixodidae) и спонтанная зараженность их вирусом клещевого энцефалита // Паразитология. 1974. Т. 8, вып. 2. С. 181—183.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Наука, 1983. 360 с.

- Feldman-Muhsam B. Revision of the genus *Hyalomma*. I. Description of Koch's types // *Bul. Res. Counc. Israel*. 1954. Vol. 4, N 3. P. 355—362.
- Filippova N. A. A hypothesis for the palaeogenesis of the distribution of the main vectors for Lyme disease // *Modern Acarology*. The Hague. 1991. Vol. 1. P. 109—118.
- Filippova N. A. Systematic relationships of the *Ixodes ricinus* complex in the Palearctic faunal region // *Acarology IX. Symposia*. Columbus, Ohio. 1999. Vol. 2. P. 355—361.
- Filippova N. A. Forms of sympatry and possible ways of microevolution of closely related species of the group *Ixodes ricinus*—*persulcatus* (Ixodidae) // *Acta Zoologica Lituanica*. 2002. Vol. 12, N 3. P. 215—227.
- Hoogstraal H., Kaiser M. N. Observations of Egyptian *Hyalomma* ticks (Ixodoidea, Ixodidae). 5. Biological notes and differences in identity of *H. anatolicum* and its subspecies *anatolicum* Koch and *excavatum* Koch, among Russian and other workers. Identity of *H. lusitanicum* Koch // *Ann. ent. Soc. Amer.* 1959. Vol. 52, N 3. P. 25—110.
- Kaiser M. N., Hoogstraal H. The *Hyalomma* ticks (Ixodoidea, Ixodidae) of Pakistan, India, and Ceylon, with keys to subgenera and species // *Acarologia*. 1964. T. 6, fasc. 2. P. 257—286.
- Walker J. B., Keirans J. E., Horak I. G. The Genus *Rhipicephalus* (Acari, Ixodidae). Cambridge Univ. Press, 2000. 643 p.
- Yamaguti N., Tipton V. J., Keegan H. L., Toshioka S. Ticks of Japan, Korea, and the Ryukyu Islands. In: *Brigham Young Univ. Sc. Bull. Biol. Ser.* Vol. XV, N 1. 226 p.

Зоологический институт РАН,  
Санкт-Петербург

Поступила 3 X 2005

# MORPHOLOGICAL INVERSIONS DURING THE ONTOGENESIS OF THE IXODID TICKS (ACARI: IXODIDAE) FROM THE VIEWPOINT OF THE HYPERMORPHOSIS CONCEPTION AND THEIR SIGNIFICANCE FOR SYSTEMATICS

N. A. Filippova

**Key words:** Ixodidae, morphological inversions, ontogenesis, hypermorphosis, microevolution, systematics.

## SUMMARY

Morphological inversions during the ontogenesis of the ixodid ticks consist in the deranges of species-specific tendencies in the development of some external structures by the female line. The inversions, which included a wide range of organs and their fine structures, have been described for the first time in 14 species of 4 from 7 Palearctic ixodid genera. Emphasis is placed on the study of the structures, which serve as differential characters for closely related species. It is shown, that the using of the structures subjected to inversions is unavoidable in systematics because of the great similarity of closely related species, especially in immature stages. It is established by the data on the variability of all active stages in the species distribution ranges, that the degree of the inversions manifestation may somewhat fluctuate in different subspecies or geographic morphotypes of the same species, but the peculiarity of the inversions always remains a species-specific character. The cause of inversions origin is the evolution of the Ixodidae by the way of morpho-ecological specialization, namely hypertrophic, giantism, the growth of teguments in the period of nutrition act by pasture ambushing, which led to the derange of the development coordination of the organs during ontogenesis. Biological implication of the inversions is a guarantee of the adaptive potential of species during the process of microevolution. Even though the inversions make identification of closely related species difficult, their substantial importance is that they form integral species-specific character for the whole active part of the species ontogenesis.